

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
САМАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Кафедра физиологии человека и животных

Н.А.Меркулова, А.Н.Ииюшкин, В.И.Беляков

ОЧЕРКИ ПО ФИЗИОЛОГИИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

ЧАСТЬ II

Учебное пособие по курсу
«Физиология центральной нервной системы»

*для студентов специальностей «Биология», «Психология»
дневного, вечернего и заочного форм обучения*

Издательство «Самарский университет»
2003

ББК 28.073
УДК 612.82
М 523

Меркулова Н.А., Инюшкин А.Н., Беляков В.И. Очерки по физиологии центральной нервной системы: Учебное пособие. Часть II. - Самара: Изд-во "Самарский университет", 2003. - 32 с.

В учебном пособии представлены материалы, характеризующие функции различных отделов головного мозга, а также спинного отдела центральной нервной системы.

Наряду с характеристикой функций спинного мозга рассматриваются функции четырех из пяти отделов головного мозга, располагающихся начиная с каудального конца. Эти отделы следующие: продолговатый мозг (myelencephalon), задний мозг (metencephalon), средний мозг (mesencephalon), промежуточный мозг (diencephalon). Функции пятого отдела головного мозга конечного мозга (telencephalon) были описаны ранее (Очерки по физиологии высшей нервной деятельности: Учебное пособие, Самара: Изд-во "Самарский университет", 1995-1997. Часть I, 1995; часть II, 1997).

ББК 28.073
УДК 612.82

Ответственный редактор д-р биологических наук, профессор кафедры физиологии человека и животных Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова С.А.Чепурнов

Рецензент заведующий кафедрой анатомии и физиологии человека и животных Самарского государственного педагогического университета кандидат биологических наук, доцент Ю.М.Попов

© Меркулова Н.А., Инюшкин А.Н.,
Беляков В.И., 2003
© Изд-во "Самарский университет", 2003

ОЧЕРК I

ИНТЕГРАТИВНЫЕ ФУНКЦИИ СПИННОГО МОЗГА (MEDULLA SPINALIS)

Спинной мозг – самый каудальный отдел центральной нервной системы. С поверхности покрыт тремя мозговыми оболочками: твердой, паутинной и мягкой. Внутри позвоночного канала спинной мозг удерживается при помощи связок, которые идут от твердой мозговой оболочки к внутренней стенке канала.

Особенностью спинного мозга является четко выраженное сегментарное строение. В спинном мозге различают 31 сегмент: 8 шейных - С (I-VIII), 12 грудных Т (I-XII), 5 крестцовых S (I-V), 3-6 копчиковых С (I-III). Общее количество сегментов соответствует числу метамеров тела (метамер - это сегмент, который получает чувствительные волокна от одной отдельной пары дорсальных корешков). Кожная область, которая иннервируется данными чувствительными нервами, называется дерматомом.

От каждого сегмента отходят одна пара передних, или вентральных, корешков, и одна пара задних, или дорсальных, корешков. Функциональная значимость данных корешков различна. Белл и Мажанди установили, что передние корешки состоят из эфферентных, “двигательных” волокон, задние - из афферентных, “чувствительных” волокон. Установленная закономерность определяется как “закон Белла-Мажанди”. Передние и задние корешки снаружи от спинномозговых узлов в межпозвоночном отверстии соединяются в смешанный спинномозговой нерв, который при выходе из позвоночника делится на заднюю, переднюю ветви и ветвь, направляющуюся к симпатическому стволу (*ramus communicans*).

Спинной мозг делится на отделы: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и копчиковый. На протяжении спинного мозга имеются два утолщения веретенообразной формы. Шейное утолщение образуется четырьмя нижними шейными сегментами и первым грудным, поясничное утолщение образуется четырьмя нижними поясничными сегментами и двумя верхними крестцовыми сегментами. Данные утолщения соответствуют местам выхода из спинного мозга корешков нервов для верхних и нижних конечностей.

Спинной мозг состоит из белого вещества, образованного из миелиновых нервных волокон, и серого вещества, содержащего нервные клетки. Серое вещество спинного мозга заложено внутри и со всех сторон окру-

жено белым веществом. Столб серого вещества образует три выступа: передний, задний и боковой, которые на поперечных срезах мозга имеют форму рога. Соответственно различают передний, задний и боковой рог. Вид серого вещества на поперечном срезе, как считают многие исследователи, напоминает букву "Н" или бабочку с раскрытыми крыльями. Передний рог имеет округлую форму и содержит клетки, дающие начало передним двигательным корешкам. Задний рог уже и длиннее переднего, содержит клетки, дающие начало задним чувствительным корешкам. Боковой рог определяется на протяжении последнего шейного, всех грудных и I-II поясничных сегментов спинного мозга. Боковой рог образует небольшой треугольный выступ латерального края серого вещества. В нем находятся мелкие по величине нейроны, аксоны которых выходят из спинного мозга вместе с передними и отчасти задними нервными корешками.

Нейронный состав серого вещества спинного мозга сложен. Различают следующие виды нейронов:

1. Эфферентные нейроны, которые подразделяются на альфа-мотонейроны и гамма-мотонейроны.

2. Преганглионарные нейроны. Их аксоны образуют преганглионарные нервные волокна, направляющиеся к ганглиям пограничного нервного столба.

3. Интернейроны – это самая большая группа нейронов, которая участвует в интеграции процессов возбуждения и торможения. Отростки данных нейронов в основном обеспечивают внутрисегментарные и межсегментарные связи.

4. Аfferентные нейроны. Нейроны данного типа имеют один аксон, который Т-образно разделяется. Одна ветвь такого нейрона передает возбуждение от рецептора к телу нервной клетки, другая ветвь обеспечивает проведение возбуждения от тела спинального нейрона к другим спинальным нейронам.

Эфферентные нейроны расположены в переднем роге и являются моторными центрами спинного мозга. Аfferентные нейроны расположены в заднем роге и являются центрами, воспринимающими аfferентацию от рецепторов. Нервные клетки бокового рога являются вегетативными центрами спинного мозга.

В 1925 году американский анатом Б. Рексед предложил серое вещество спинного мозга разделить на десять пластин или слоев, поверхности которых располагаются параллельно дорсальной или вентральной поверхности спинного мозга. Пластины обозначаются римскими цифрами. По существу, Рексед предложил функциональную топографию нейронов спинного мозга, представленную десятью пластинами. Они следующие:

I-IV пластины образуют головку дорсального рога серого вещества – это первичная сенсорная область. В эту область проецируется большая

часть афферентных волокон от туловища и конечностей. Отсюда берут начало несколько трактов спинного мозга, идущих в головной мозг.

V-VI пластины образуют шейку дорсального рога. Здесь заканчиваются волокна от сенсомоторной области коры мозга и волокна, несущие проприоцептивную чувствительность от туловища и конечностей.

VII пластина представляет область окончания проприоспинальных и висцеральных связей, а также афферентных и эфферентных связей спинного мозга с мозжечком и средним мозгом. Та часть VII пластины, которая находится в области вентрального рога, содержит клетки Реншоу.

VIII пластина характеризуется бульбоспинальными и проприоспинальными связями.

IX пластина является первичной моторной областью и состоит из мотонейронов. Мотонейроны этой области объединены в функциональные группы, пулы (англ. — совокупность).

X пластина занимает пространство вокруг спинномозгового канала и состоит из нейронов, клеток глии и комиссуральных волокон.

Белое вещество спинного мозга состоит из нервных волокон, которые делятся на эндогенные, или собственные, волокна, и экзогенные, или инородные. К эндогенным относятся волокна, берущие начало в спинном мозге; они могут быть длинными и короткими. Длинные направляются в головной мозг, короткие образуют межсегментарные связи.

Основными длинными эндогенными волокнами, или пучками, которые идут в восходящем направлении, являются следующие:

1. Пучок Голля. Данный путь несет волокна от нижних конечностей и нижних отделов туловища.

2. Пучок Бурдаха несет волокна от верхних конечностей и верхней половины туловища.

Данные пучки занимают задние канатики спинного мозга и заканчиваются в области продолговатого мозга.

3. В боковых столбах спинного мозга проходит дорсолатеральный путь, проводящий болевую и температурную афферентацию.

4. Прямой мозжечковый пучок, или пучок Флексига. Данный путь берет начало в клетках заднего рога и заканчивается на структурах мозжечка.

5. Перекрещенный мозжечковый пучок Говерса. Берет начало из клеток заднего рога противоположной стороны, часть волокон пучка Говерса оканчивается в мозжечке (tr. spino-cerebellaris), в ядрах продолговатого мозга (tr. spino-bulbaris), в буграх четверохолмия (tr. spino-tectalis), зрительном бугре (tr. spino-talamicus lat.).

6. Спинно-оливарный пучок проходит на границе переднего и бокового столбов. Данный пучок берет начало из клеток заднего рога и оканчивается в районе олив продолговатого мозга.

Из пучков, идущих в нисходящем направлении, следует отметить:

1. Пирамидный путь (*tr. cortico-spinalis*), который после перекреста волокон в продолговатом мозге делится на два пучка. Один из них идет в боковом столбе противоположной стороны спинного мозга (перекрещивающийся пирамидный путь) и заканчивается в клетках переднего рога своей стороны. Другой пирамидный пучок идет в переднем столбе той же стороны спинного мозга и заканчивается в клетках переднего рога противоположной стороны (прямой пирамидный путь).

2. Пучок Монакова (*tr. rubro-spinalis*) берет начало в красных ядрах среднего мозга, по выходе из которых перекрещивается (перекрест Фореля) и заканчивается в клетках переднего рога.

3. Ретикуло-спинальный путь (*tr. reticulo-spinalis*) происходит от ретикулярной формации противоположной или своей стороны и заканчивается в клетках переднего рога.

4. Вестибуло-спинальный пучок (преддверно-спинномозговой путь, *tr. vestibulo-spinalis*) берет начало от клеток ядра Дейтерса и заканчивается в клетках переднего рога.

5. Пучок Гельвега (*tr. praeolivaris*) берет начало из области покрывки и заканчивается в клетках переднего рога шейного отдела спинного мозга.

6. Задний продольный пучок (*fasc. longitudinalis dorsalis*) начинается от различных клеток мозгового ствола и заканчивается в клетках переднего рога.

7. Предтыльный пучок (*tr. tecto-spinalis*) берет начало в буграх четверохолмия, образует перекрест и оканчивается в клетках переднего рога.

8. *Fasc. praepyramidalis* Thomas начинается в ретикулярной формации ствола и оканчивается в клетках переднего рога шейного отдела спинного мозга.

Система восходящих проводящих путей осуществляет функцию проведения импульсов от рецепторов, которые воспринимают информацию из внешнего мира и внутренней среды организма. В зависимости от вида чувствительности, которую они проводят, восходящие проводники делятся на пути экстеро-, проприо- и интероцептивной чувствительности.

Система нисходящих проводящих путей осуществляет функцию проведения импульсов от различных отделов головного мозга к двигательным ядрам (клеткам) спинного мозга. В функциональном отношении нисходящие проводники могут быть охарактеризованы, в основном, как система волокон, осуществляющих двигательную функцию. Следует отметить, что в последние годы выявлена возможность проведения по данной системе афферентации к таким центрам продолговатого мозга, как дыхательный, вазомоторный и пищеварительные [Меркулова Н.А., Инюшкин А.Н., Беляков В.И., Зайнулин Р.А. и др.].

Анализ рефлекторных функций спинного мозга следует проводить на "спинальном животном". "Спинальное животное" - это животное, у которого среди всех отделов центральной нервной системы сохранен только спинной мозг. Для "приготовления" "спинального животного" необходимо произвести перерезку мозга каудальнее продолговатого мозга.

У всех позвоночных животных перерезка мозга под продолговатым полностью или в значительной степени подавляет рефлекторную деятельность спинного мозга. Состояние подавления рефлекторной деятельности мозга известно под названием шока (означает удар, сотрясение). Это название было дано английским ученым Маршал Холлом (1835 г.). Явление шока обнаруживается у различных позвоночных животных в различной степени. Чем выше эволюционная ступень, которую животное занимает, тем продолжительнее состояние шока. У человека и высших обезьян после перерезки спинного мозга состояние шока продолжается в течение нескольких лет, а иногда навсегда утрачивается способность к рефлекторной деятельности [Беритов, 1948]. У кошек и собак рефлекторная деятельность восстанавливается через несколько дней или недель; у кроликов через несколько часов; у амфибий - через одну-десять минут.

У низших млекопитающих животных, у всех низших позвоночных состояние шока наблюдается, главным образом, в отношении скелетной мускулатуры. Из вегетативных органов шоку подвергаются только органы сосудистой системы. Но у высших позвоночных животных, а также у человека шок в одинаковой степени захватывает как соматическую, так и вегетативную системы: наблюдается паралич двигательных рефлекторных реакций, остановка дыхания, резкое понижение артериального давления, "паралич" кишечника, мочевого пузыря, понижение температуры тела.

Состояние шока при перерезке мозга проявляется не в одинаковой степени во всех элементах спинного мозга. Анализ биоэлектрической активности нейронов спинного мозга выявил, что состоянию шока после перерезки спинного мозга подвергаются, главным образом, моторные нейроны. Следует отметить, что угнетенное состояние нервных элементов более выражено в каудальном направлении, чем в краниальном. Угнетенное состояние рефлекторной деятельности каждого отдела спинного мозга зависит от его близости к разрезу мозга. Например, если спинной мозг перерезан в шейном отделе, то состояние шока проявляется на передних (верхних) конечностях сильнее, чем на задних (нижних).

Относительно природы шока имеется ряд мнений. Впервые немецкий физиолог Гольц (1896 г.) высказал мнение, что причиной шока является торможение нервных элементов спинного мозга, вызванное травмой. Однако английский физиолог Шеррингтон (1906 г.), тщательно изучивший

явление спинального шока, показал, что шок нельзя объяснить торможением структур спинного мозга. В пользу мнения Шеррингтона можно привести следующие факты:

1. Если бы шок был торможением структур спинного мозга, то он обнаруживался бы в краниальном отделе с такой же силой, что и в каудальном.

2. После перерезки спинного мозга под продолговатым мозгом развивается яркая картина спинального шока. Если после того, как восстановится рефлекторная деятельность спинного мозга, вновь перерезать спинной мозг ниже прежнего уровня перерезки, то явления спинального шока не проявляются.

Учитывая два приведенных факта, неодинаковую продолжительность шока у различных представителей животного мира, а также электрофизиологические исследования спинального шока, в последние годы сформулирован современный взгляд на природу спинального шока. Сущность его заключается в следующем: одним из главных факторов, вызывающих явление шока при перерезке спинного мозга, является разрыв длинных путей, нисходящих из головного мозга, что приводит к внезапному прекращению многообразной афферентации из структур головного мозга на центры спинного мозга. Прекращение потока афферентации из головного мозга расстраивает (угнетает) рефлекторную деятельность спинного мозга.

В происхождении шока некоторую роль играет и другой фактор. Перерезка мозга вызывает достаточно длительное механическое раздражение спинного мозга. Подвергаются раздражению не только нервные клетки, но и восходящие и нисходящие пути, что, в конечном итоге, приводит к угнетению рефлекторной деятельности. После того как исчезнут явления спинального шока, можно наблюдать следующие рефлексы спинного мозга: защитные рефлексы, рефлексы на растяжение, рефлексы мышц-антагонистов, висцеромоторные и вегетативные рефлексы.

Защитные рефлексы у лягушки обычно проявляются в отдергивании лапки при слабом раздражении кожных рецепторов, при более сильном болевом раздражении можно наблюдать "убегание" животного.

Рефлексы растяжения проявляются в укорочении мышцы при ее растяжении.

Рефлексы мышц-антагонистов лежат в основе локомоторных актов ходьбы и бега.

Висцеральные рефлексы проявляются при раздражении афферентных волокон внутренних органов.

Вегетативные рефлексы проявляются, в основном, при возбуждении преганглионарных симпатических волокон в ответ на возбуждение симпатических и соматических чувствительных клеток.

При поражении верхнего шейного отдела спинного мозга возникает паралич шейных мышц, диафрагмы, анестезия в области шеи и затылка.

При поражении шейного утолщения развивается паралич верхних конечностей, их анестезия. При поражении грудного отдела наступает парез (частичный паралич) мышц спины, грудной или брюшной стенки с сегментарной анестезией. При поражении поясничного утолщения наблюдается паралич нижних конечностей, анестезия в нижних конечностях, расстройство тазовых органов. Поражение конуса (конский хвост; сегменты С_{1-III}) вызывает анестезию в области промежности и расстройство тазовых органов.

В спинном мозге расположены следующие важнейшие вегетативные центры:

1. В боковых рогах грудного отдела спинного мозга находятся вазомоторные центры и центры потовых желез.

2. На уровне верхних поясничных сегментов и в третьем, четвертом и пятом крестцовых сегментах заложены центры мочеиспускания и дефекации.

3. На уровне крестцовых сегментов находятся центры эрекции и эякуляции.

4. На уровне VII шейного - IV поясничного сегментов расположены центры симпатической нервной системы.

5. На уровне III - V sacralных сегментов спинного мозга находятся центры парасимпатической нервной системы.

При поражении центров мочеиспускания наступает паралич сфинктера и детрузора, вследствие чего моча постоянно по каплям выделяется наружу. При поражении центров дефекации наступает недержание кала и газов, отсутствует анальный рефлекс. При поражении центров половых рефлексов нарушаются эрекция и эякуляция.

ОЧЕРК II

ИНТЕГРАТИВНЫЕ ФУНКЦИИ ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА (MYELENCEPHALON, S. MEDULLA OBLANGATA, S. BULBUS MEDULLAE SPINALIS)

Продолговатый мозг - самая нижняя часть головного мозга, расположен между варолиевым мостом и спинным мозгом. Продолговатый мозг имеет важное функциональное значение. Его основные функции следующие:

1. Проводниковая функция.

2. Продолговатый мозг включает ряд важных, жизненно необходимых рефлекторных центров.

3. В продолговатом мозге расположены центры некоторых черепно-мозговых нервов.

4. Нервные центры продолговатого мозга принимают участие в регуляции мышечного тонуса и некоторых установочных рефлексов.

5. Продолговатый мозг содержит ретикулярную формацию.

Характеризуя проводниковую функцию продолговатого мозга, следует отметить, что в нем располагаются волокна, несущие импульсы от различных структур головного мозга к периферии и от периферии к структурам головного мозга. В продолговатом мозге имеются волокна ретикулярной формации. Пути восходящего и нисходящего направлений описаны в предыдущем очерке.

Из жизненно необходимых рефлекторных центров прежде всего следует назвать дыхательный и сосудодвигательный (вазомоторный).

Благодаря исследованиям нескольких поколений отечественных и зарубежных физиологов в настоящее время общепринятым стало положение о том, что ведущая роль в регуляции дыхания принадлежит структурам продолговатого мозга.

Дыхательный центр рассматривается как совокупность дыхательных нейронов, активность которых синхронна с фазами дыхательного цикла. В соответствии с характером паттерна активности дыхательные нейроны подразделяются на шесть основных типов (Bianchi et al., 1995): ранние инспираторные, инспираторные с нарастающим паттерном активности, поздние инспираторные, постинспираторные, экспираторные с нарастающим паттерном активности, преинспираторные.

Дыхательные нейроны сосредоточены, главным образом, в пяти функционально различных областях дыхательного центра:

1. Дорсальная дыхательная группа нейронов, расположенная в вентролатеральном отделе ядра солитарного тракта.

2. Ростральная (инспираторная) часть вентральной дыхательной группы, находящаяся в области n. Ambiguus.

3. Каудальная (экспираторная) часть вентральной дыхательной группы, находящаяся в области n. Retroambiguus.

4. Комплекс пре-Бетцингера, расположенный в ростральной части n. ambiguus и вентролатеральной области ретикулярной формации каудальнее n. retrofacialis и ростральнее n. lateralis reticularis (3 мм ростральнее obex, 3,2-4 мм латеральнее средней линии). Данный комплекс содержит уникальное разнообразие типов дыхательных нейронов. Здесь присутствует большое количество проприобульбарных нейронов, имеются бульбоспинальные нейроны и краниальные мотонейроны, нейроны, участвующие в генерации ритма дыхания (преинспираторные и нейроны с пейсмейкерными свойствами), выявлены пре- и постинспираторные нейроны.

5. Комплекс Бетцингера. Данный отдел дыхательного центра расположен в области п. *retrofacialis*. Большинство клеток комплекса Бетцингера относится к экспираторным нейронам. Такие нейроны образуют моносинаптические ингибиторные проекции в направлении бульбоспинальных инспираторных нейронов дорсальной и вентральной дыхательной группы, каудальной группы ядер шва. В комплексе Бетцингера имеются также пейсмекерные нейроны.

В начале XIX века Флуранс (Flourans, 1824) высказал мнение о том, что в регуляции кровообращения наиболее важную роль играет продолговатый мозг. В 1853 году Бюдж (Budg), а затем в 1855 году Шифф (Shiff) установили, что перерезка спинного мозга под продолговатым мозгом вызывает резкое падение артериального давления. В связи с этим они сделали вывод, что центр, регулирующий величину артериального давления, находится в продолговатом мозге.

Наиболее фундаментальные исследования по анализу местоположения сердечно-сосудистого центра были проведены Я.А. Дедюлиным (1868) на холоднокровных животных и Диттмаром (Dittmar, 1873) и Ф.В. Овсянниковым (1871) на теплокровных животных. Особого внимания заслуживают работы Ф.В. Овсянникова. Он установил, что в области, верхняя граница которой расположена на 1-2 мм каудальнее четверохолмия, а нижняя на 4-5 мм роstralнее писчего пера, расположен центр, регулирующий деятельность сердечно-сосудистой системы. При разрушении этой области происходит необратимое выраженное понижение артериального давления. Дальнейшие исследования локализации вазомоторного центра показали следующее. Ляфон (Laffont, 1880) установил, что при локальном механическом раздражении различных участков дна четвертого желудочка продолговатого мозга могут возникать прессорные и депрессорные реакции. С.А. Бруштейн (1901) показал, что вазомоторный центр, вызывающий прессорные и депрессорные реакции, расположен под дном ромбовидной ямки, в ее средней и нижней трети, в ретикулярной формации продолговатого мозга.

Представление о локализации в продолговатом мозге двух вазомоторных центров (прессорного центра, повышающего давление, и депрессорного центра, понижающего давление) получило развитие в работах Бейлиса (1893-1923).

Портер (Porter, 1915) считал, что в продолговатом мозге имеются два центра: вазотонический, осуществляющий контроль сосудистого тонуса, и вазорефлекторный, интегрирующий сердечно-сосудистые рефлекторные реакции. Рэнсон и Биллингслей (Ranson, Billingsley, 1916) высказали мнение, что прессорный центр расположен в области *forea inferior*, у вершины *ala cineria*, а депрессорный центр находится в области *area postrema*, несколько латеральнее *obex*.

Различная локализация прессорного и депрессорного центров показана в работах многих исследователей (Scott, Roberts, 1923; Wang, Ranson, 1939; Склярский, 1941 и др.). В 1946 году Александер (Alexander) высказал мнение о том, что в продолговатом мозге имеется только один центр - вазомоторный. Он представляет собой единое функциональное образование с эфферентными путями, которые идут в составе дорсолатеральных канатиков спинного мозга.

Изложенные выше представления о четкой дифференциации прессорных и депрессорных структур продолговатого мозга не получили подтверждения в работах многих исследователей.

В настоящее время сложилось мнение, что в продолговатом мозге расположен основной сосудодвигательный центр, который поддерживает тонус сосудов и обеспечивает рефлекторную регуляцию артериального давления. Это мнение впервые было обосновано Ф.В. Овсянниковым в 1871 году. Он показал, что разрушение только продолговатого мозга вызывает необратимое "катастрофическое" падение артериального давления. Но четкая анатомическая локализация сосудодвигательного центра в продолговатом мозгу к настоящему моменту так и не установлена. Возможно, нейроны, регулирующие уровень артериального давления, диффузно расположены в продолговатом мозгу. Также существует мнение, что сосудодвигательный центр состоит из трех основных типов нейронов: прессорных, депрессорных и кардиоингибирующих. Прессорные нейроны (группа, зона) повышают артериальное давление в результате увеличения периферического сопротивления сосудов и увеличения сердечного выброса; депрессорные нейроны (группа, зона) понижают артериальное давление, вызывая торможение тонических разрядов вазоконстрикторов; кардиоингибирующие нейроны (группа, зона) уменьшают величину сердечного выброса, возбуждая сердечный центр блуждающего нерва.

В структурах продолговатого мозга расположены: пищеварительный центр, состоящий из нескольких компонентов, центры слюноотделения, потоотделения, центры защитных дыхательных рефлексов, рвоты, регуляции углеводного обмена.

Относительно центра углеводного обмена следует отметить, что впервые в 1849 году французский физиолог Клод Бернар произвел опыт, получивший название "сахарного укола", и этим положил начало исследованиям бульбарной регуляции углеводного обмена. Было обнаружено, что раздражение заднего отдела дорсального ядра блуждающего нерва вызывает гипергликемию и гликозурию, а раздражение переднего отдела ядра приводит к снижению сахара в крови и моче. На этом основании было высказано мнение, что в продолговатом мозге имеются два центра, один из которых повышает содержание сахара в крови и моче, другой - понижает.

В продолговатом мозге находится бульбарный отдел парасимпатической нервной системы. Он представлен клеточными группами ядер лицевого, подъязычного, языкоглоточного и блуждающего нервов.

Парасимпатические волокна лицевого нерва иннервируют слезную железу, подчелюстную и подъязычную слюнные железы. Парасимпатические волокна блуждающего нерва иннервируют щитовидную и вилочковую железы, бронхи, легкие, сердце, пищевод, желудок, тонкие и толстые кишки до поперечной ободочной кишки включительно, печень и почки. Парасимпатические волокна языкоглоточного нерва иннервируют подчелюстную и околоушную слюнные железы.

В продолговатом мозге заложены ядра многих черепно-мозговых нервов. VIII пара слуховой нерв (*n. acusticus*). Ядра этого нерва лежат на дне ромбовидной ямки. Они состоят из двух различных по функции корешков: *n. cochlearis*, нерв улитки, является слуховым нервом; *n. vestibularis*, вестибулярный нерв, является центром проприоцептивной чувствительности, регулирующим равновесие тела и координацию движений. IX пара языкоглоточный нерв (*n. glossopharyngeus*) - смешанный нерв, состоящий из двигательных и чувствительных (главным образом, вкусовых) волокон. Двигательное ядро данного нерва находится в продолговатом мозге. Вкусовые волокна берут начало из *ganglion jugulare et ganglion petrosum*. Языкоглоточный нерв проводит вкусовую афферентацию с рецепторов слизистой оболочки задней трети языка и мягкого неба с его передними дужками.

X пара - блуждающий нерв, *n. vagus*, является смешанным нервом. Он содержит чувствительные и двигательные волокна. Двигательные волокна берут начало в дорсальном ядре (*n. dorsalis*) и вентральном ядре (*n. ambiguus*). Они иннервируют небные мышцы, шилоглоточную, мышцы гортани, а также все органы грудной и брюшной полостей. Чувствительные волокна блуждающего нерва берут начало от клеток *ganglion jugulare et ganglion nodosum*. Чувствительные волокна блуждающего нерва проводят афферентацию от рецепторов всех внутренних органов, а также от рецепторов кожи наружного слухового прохода и ушной раковины.

XI пара добавочный нерв, *n. accessorius Willissii*. Часть волокон этого нерва выходит из каудальной части продолговатого мозга. Большая часть клеток, дающая начало добавочному нерву, находится в шейном отделе спинного мозга. Другая часть клеток примыкает к двигательному ядру блуждающего нерва. Добавочный нерв состоит только из двигательных волокон. Он иннервирует две мышцы: *m. sterno-cleido-mastoideus et m. trapezius*.

XII пара подъязычный нерв, *n. hypoglossus*. Нерв содержит только двигательные волокна. Он иннервирует мускулатуру языка.

Одна из структур продолговатого мозга — парное ядро Дейтерса, которое наряду с красными ядрами и буграми четверохолмия принимает участие в регуляции тонуса мышц. Наиболее наглядно это участие проявляется в “децеребрационной ригидности”. Децеребрация — это отделение части головного мозга от другой. Децеребрация впервые была произведена в 1896 году английским физиологом Чарльзом Шеррингтоном. В случае “децеребрационной ригидности” перерезку головного мозга обычно производят между передними и задними буграми четверохолмия, реже между задними буграми четверохолмия и продолговатым мозгом. После операции по мере ослабления наркоза развиваетсядецеребрационная ригидность. Она проявляется в том, что все конечности разгибаются и судорожно вытягиваются, голова и шея поднимаются вверх, вверх поднимается хвост и “выгибается” спина. Во время ригидного состояния сокращаются и мышцы-сгибатели, однако механическое действие разгибателей на суставы сильнее, чем сгибателей, поэтому сохраняется разгибательное положение. При этом следует отметить, что во время сильного ригидного состояния мышцы-сгибатели конечностей испытывают сильное тоническое торможение. С течением времени децеребрационный разгибательный тонус ослабевает и может смениться на общий сгибательный тонус.

Механизм децеребрационной ригидности следующий: ядра Дейтерса продолговатого мозга находятся под постоянным тормозным влиянием красных ядер среднего мозга. Красные ядра не только оказывают постоянное тоническое, тормозное влияние на ядра Дейтерса, но и обеспечивают равномерность распределения афферентации между мышцами-сгибателями и мышцами-разгибателями. После отделения красных ядер от ядер Дейтерса прекращается тормозное и другие влияния красных ядер на ядра Дейтерса, что и приводит к развитию разгибательного гипертонуса.

Тормозное влияние на ядра Дейтерса оказывает и мозжечок (через фастигиальное ядро), поэтому удаление мозжечка ведет к усилению децеребрационной ригидности. На децеребрационных животных можно наблюдать позные установочные рефлексy, фазные рефлексy чихания, “ходьбы”.

В ретикулярной формации продолговатого мозга располагаются многие сложные центры. Исследования показали, что определенные области продолговатого мозга влияют на мотонейроны спинного мозга. Эти бульбарные нейроны, в свою очередь, находятся под воздействием вышележащих областей мозга. В вентролатеральной части ретикулярной формации продолговатого мозга выявлена группа клеток, которая оказывает тормозящее влияние на спинальные рефлексy. В дорсальной части ретикулярной формации продолговатого мозга расположена группа клеток, которая обеспечивает осуществление спинальных рефлексов.

Особого внимания заслуживает одно из ядер ретикулярной формации — гигантоклеточное ядро. Работы сотрудников кафедры физиологии человека и животных Самарского госуниверситета (Н.А. Меркуловой, А.Н. Инюшкина, В.И. Белякова, Р.А.Зайнулина) позволили сделать следующий вывод: респираторные влияния сенсомоторной коры мозга, мозжечка, а также структур экстрапирамидной системы реализуются через ретикулярное гигантоклеточное ядро. Данное ядро, с известной долей вероятности, можно рассматривать как коллектор многообразной афферентации, которая поступает к дыхательному центру от различных супрабульбарных отделов головного мозга.

ОЧЕРК III

ИНТЕГРАТИВНЫЕ ФУНКЦИИ ЗАДНЕГО МОЗГА (METENCEPHALON)

Задний мозг состоит из двух отделов: варолиева моста и мозжечка.

Варолиев мост, или просто мост (pons), представляет собой со стороны основания мозга толстый белый вал, граничащий каудально с ростральным концом продолговатого мозга, а краниально — с ножками мозга.

В варолиевом мосту расположены ядра V-VIII пары черепно-мозговых нервов. V пара — отводящий нерв (n. abducens), ядро этого нерва расположено в краниальном отделе варолиева моста. Этот нерв иннервирует только одну мышцу — мышцу, отводящую глаз наружу. VI пара — тройничный нерв (n. trigeminus), который состоит из двигательных и чувствительных волокон. Чувствительные волокна иннервируют передний отдел волосистой части головы, кожи лба и верхнего века, конъюнктиву глазного яблока, роговую оболочку и радужку, а также слизистую оболочку лобной пазухи и верхней части носа. Тройничный нерв иннервирует кожу лица, слизистую оболочку гайморовой пазухи, нижних частей носа, верхней челюсти и неба, а также верхние и нижние зубы, слизистую оболочку щек, нижней челюсти, дна полости рта, языка; снабжает вкусовыми волокнами передние две трети языка. VII пара — лицевой нерв (n. facialis). Данный нерв иннервирует мимическую мускулатуру.

Раздражение вестибулярных ядер варолиева моста вызывает повышение артериального давления, увеличение периферического сопротивления сосудов и уменьшение сердечного выброса. Наряду с гемодинамическими изменениями при электростимуляции различных участков вестибулярных ядер моста отмечаются многообразные изменения дыхания: уменьшение или увеличение глубины дыхания, учащение или урежение дыхания. На основании этих данных можно считать, что варолиев мост принимает участие в регуляции дыхания, сосудистого тонуса и деятельности сердца.

Мозжечок представляет собой вырост моста. Он появляется на ранних этапах филогенеза позвоночных. Мозжечок может быть различным по своей величине - от небольшого "комочка" до крупного образования. У некоторых рыб он достигает значительных размеров, но у амфибий и рептилий он мал. Значительное развитие мозжечок получает у млекопитающих животных и человека. О. Ларсел всю поверхность мозжечка разделяет на несколько отделов, главным образом, в зависимости от филогенетического возраста. Эти отделы следующие:

1. **Архицеребеллум** (древний мозжечок) представлен небольшой по величине клочково-узелковой долькой.

2. **Палеоцеребеллум** (старый мозжечок) включает переднюю долю, участок червя, соответствующий передней доли, пирамиды, язычок, паравентральную долю.

3. **Неоцеребеллум** (новый мозжечок) включает полушария и часть червя, которая расположена каудальнее участка червя, соответствующего передней доле.

Обращает на себя внимание строение коры полушарий мозжечка. Она имеет четко выраженное трехслойное строение. Первый поверхностный слой - молекулярный. Состоит из клеток корзинчатой и звездчатой форм. Второй слой - гранулярный представлен клетками Пуркинье, которые встречаются только в мозжечке. Третий слой - зернистый - состоит из зернистых клеток и клеток Гольджи. По данным Фанарджяна, в коре мозжечка имеется пять типов клеток: 1) клетки Пуркинье, 2) корзинчатые клетки, 3) звездчатые клетки, 4) клетки Гольджи, 5) зернистые клетки.

По данным Шмида, в коре полушарий мозжечка наряду с вышеназванными типами клеток имеется шестой тип клеток - клетки Лутаро.

Мозжечок имеет широко развитые связи, по существу, со всеми структурами головного мозга, а также со спинным мозгом. Основные афферентные пути мозжечка следующие:

1. Дорсальный спинно-мозжечковый тракт.

2. Вентральный спинно-мозжечковый тракт, проводящий проприоцептивную афферентацию от задней части тела.

3. Ростральный спинно-мозжечковый тракт, проводящий проприоцептивную афферентацию от передней части тела.

4. Спинно-оливо-мозжечковый тракт.

5. Церебро-мозжечковые связи. По данным связям афферентация поступает в мозжечок из "моторной" области коры больших полушарий головного мозга.

6. Кортико-ретикуло-мозжечковый путь.

7. Оливо-мозжечковый тракт. Данный путь проводит афферентацию из области олив в мозжечок.

8. Вестибуло-мозжечковый путь передает афферентацию от вестибулярных ядер в мозжечок.

9. Рубро-мозжечковые связи, передающие афферентацию из красных ядер в мозжечок.

10. Ретикуло-мозжечковые связи проводят афферентацию к коре полушарий мозжечка от латерального, парамедиального ядер продолговатого мозга, от ядра покрывки варолиева моста, от ретикулярного гигантоклеточного ядра.

11. Выявлены проводящие пути от структур базальных ганглиев к мозжечку.

Все афферентные пути оканчиваются в виде трех видов волокон. *Мишистые волокна* идут от ядер моста и оканчиваются в зернистом слое коры мозжечка. *Лиановидные, или лазающие, волокна* идут от нижних олив. Данные волокна представляют уникальный компонент организации коры мозжечка. Одно лиановидное волокно устанавливает синаптический контакт только с одной клеткой Пуркинье. На уровне слоя клеток Пуркинье данные волокна теряют миелин и проходят параллельно телу и дендритам клеток Пуркинье. Лиановидные волокна, проходя через зернистый слой, отдают коллатерали на синапсы дендритов зернистых клеток, соматических клеток Гольджи, клеток Луго. Третья афферентная система *моноаминоэргические связи*. Эта система включает норадренэргические, серотонинэргические и дофаминэргические волокна.

Источником норадренэргических волокон является голубое пятно. Волокна от голубого пятна идут ко всем ядрам мозжечка, проходят через зернистый слой, а затем оплетают клетки Пуркинье и вступают в молекулярный слой. Дофаминэргические волокна поступают в мозжечок из области покрывки среднего мозга. Эти волокна образуют синаптические контакты с клетками Пуркинье и зернистыми клетками. Источником серотонинэргических волокон являются ядра продолговатого, среднего мозга и моста.

Основные эфферентные пути мозжечка следующие. Установлено, что аксоны клеток Пуркинье, являющиеся тормозными нейронами, составляют единственный эфферентный путь. Но волокна, составляющие этот эфферентный путь, осуществляют проведение преимущественно, если не исключительно, тормозящих влияний к многочисленным структурам центральной нервной системы: спинному мозгу, к ядрам продолговатого, среднего и промежуточного мозга, центрам экстрапирамидной системы, "моторной" области коры головного мозга. Следует отметить, что моховидные волокна проводят афферентацию возбуждающего характера. Лиановидные волокна, опосредованные через нейроны Пуркинье, отчасти через корзинчатые и звездчатые нейроны, проводят афферентацию тормозящего характера.

Таким образом, мозжечок может оказывать разнообразные влияния возбуждающие и тормозящие на различные отделы центральной нервной системы.

Важную функциональную роль играют ядра мозжечка. В белом веществе мозжечка расположены следующие парные ядра: ядра шатра, пробковидные, шаровидные и зубчатые ядра. Отмеченные ядра имеют связи с многочисленными структурами центральной нервной системы (спинным мозгом, продолговатым мозгом, мостом, средним и промежуточным мозгом, моторной зоной коры больших полушарий).

Для изучения функций мозжечка используются различные методы. Основными являются: метод клинических наблюдений, метод экстирпации (удаления), раздражения, электрофизиологические методы.

Удаление мозжечка позволило прежде всего выявить его особую роль в интеграции информации, необходимой для регуляции двигательных реакций (Лучиани, 1893; Левандовский, 1907; Орбели, 1935; Алексанян, 1948; Карамян, 1956, 1970; Морущи, 1958; Аршавский, 1976; Григорян, 1976 и др.). Установлены основные функции мозжечка в регуляции двигательной активности: 1) регуляция позы и мышечного тонуса; 2) коррекция медленных целенаправленных движений; 3) обеспечение выполнения быстрых целенаправленных движений. После удаления мозжечка выявляются следующие нарушения (симптомы нарушения функции мозжечка):

1. Асинергия - отсутствие посылки должного количества импульсов к различным мышцам, выполняющим движения. Это приводит к тому, что движения выполняются или в избыточном, или недостаточном объеме. Наблюдается неправильная походка с широко расставленными ногами и избыточным объемом двигательных реакций. Данный симптом впервые описан Бабинским в 1899 году.

2. Астазия - колебательные движения головы и туловища. Тремор усиливается во время двигательной активности, в состоянии покоя тремор исчезает.

3. Атаксия - нарушение величины, силы, скорости, направления двигательных реакций. Движения утрачивают плавность и стабильность, развивается дисметрия (неправильная оценка расстояния).

4. Гипотония - понижение мышечного тонуса. Чаще развиваются волнообразные изменения тонуса: гипотония сменяется повышением тонуса мышц, в дальнейшем снова происходит понижение тонуса мышц и так далее.

5. Нистагм - произвольные движения глазных яблок.

6. Головокружение.

7. Дефекты речи. Развивается скандированная речь.

8. Астения - быстрая утомляемость.

Многообразие симптомов, которые развиваются после удаления мозжечка, по-видимому, объясняется обилием эфферентных связей данной структуры с различными отделами центральной нервной системы. Возможно, мозжечок согласует работу различных структур в единую систему, которая определяет адекватность и совершенство двигательных реакций. Имеются и другие мнения о значении мозжечка в регуляции двигательных реакций. Так, Виннер (1961) считает, что мозжечок играет роль системы, которая предупреждает возникновение колебательных режимов при выполнении движений. Рух (1951) рассматривает мозжечок как своеобразный блок, который обеспечивает сравнение команд, посылаемых корковыми центрами регуляции движений с реальным ходом их выполнения. На основании такого сравнения мозжечок корректирует работу исполнительных двигательных центров. Брайтенберг (1967) считает, что мозжечок осуществляет точное измерение временных интервалов между афферентными сигналами.

С 30-х годов XX века были предприняты систематические исследования Л.А. Орбели, посвященные значению мозжечка в регуляции вегетативных функций. Установлена роль мозжечка в регуляции многих вегетативных функций: пищеварения, дыхания, сосудистого тонуса, деятельности сердца, терморегуляции, обмене веществ и других.

На кафедре физиологии человека и животных Самарского госуниверситета были проведены исследования по анализу значимости мозжечка в регуляции дыхания (Н.А. Меркулова, А.Н. Инюшкин, В.И. Беляков). Сравнительный анализ респираторных реакций, вызванных электростимуляцией различных участков структур мозжечка, позволил выявить угнетение ритмогенерирующей функции дыхательного центра. Установлено, что наиболее активные в отношении регуляции дыхания участки мозжечка у крысы топически перекрываются с областями моторного представительства вибриссного аппарата и передних конечностей. В механизме реализации респираторных влияний мозжечка участвует ГАМК-ергическая нейромедиаторная система. "Мишенями" реализации дыхательных реакций мозжечка являются амбигуальное и ретикулярное гигантоклеточное ядро продолговатого мозга.

ОЧЕРК IV

ИНТЕГРАТИВНЫЕ ФУНКЦИИ СРЕДНЕГО МОЗГА (MESENCEPHALON)

В состав среднего мозга входят ножки мозга и четверохолмия. Ножка мозга представляет собой массивный тяж продольных нервных волокон, идущий от переднего края варолиева моста в массу полушария головного мозга. Вследствие расхождения ножек между ними образуется ямка, дно

которой усеяно многочисленными отверстиями, служащими для прохождения сосудов с основания мозга вглубь полушарий головного мозга.

Дорсальная часть среднего мозга образована пластинкой четверохолмия, лежащей над сильвиевым водопроводом. Пластинка имеет четыре возвышения: два передних образуют переднее двухолмие (передние бугры четверохолмия), два задних возвышения - заднее двухолмие (задние бугры четверохолмия). На уровне передних бугров четверохолмия, на дне сильвиева водопровода лежит ядро III пары черепно-мозговых нервов - глазодвигательных нервов (n. oculomotorius). На уровне задних бугров четверохолмия, также на дне сильвиева водопровода лежит ядро IV пары черепно-мозговых нервов - блоковых нервов (n. trochlearis).

В ножке мозга различают основание и покрывку. Границу между основанием и покрывкой образует черное вещество Земмеринга (substantia nigra Soemmeringi). В покрывке мозговой ножки лежит красное ядро (n. ruber). Анализ морфологических особенностей среднего мозга позволяет выделить следующие основные структуры, обеспечивающие многие важные функции: ядро глазодвигательного нерва, ядро блокового нерва, красное ядро, черная субстанция.

Давая общую характеристику функциям среднего мозга, следует отметить:

- 1) проводниковую функцию;
- 2) наличие в среднем мозге центров многих рефлекторных реакций, особенно локомоторных.

ФУНКЦИИ РАЗЛИЧНЫХ СТРУКТУР СРЕДНЕГО МОЗГА

1. Глазодвигательный нерв, войдя в глазницу, делится на две ветви: верхнюю и нижнюю. Верхняя ветвь иннервирует верхнюю прямую мышцу,двигающую глаз кверху, и мышцу, поднимающую верхнее веко. Нижняя ветвь иннервирует остальные три наружные глазные мышцы: нижнюю прямую, поворачивающую глазное яблоко книзу и отчасти кнутри; внутреннюю прямую, поворачивающую глаз кнутри, и нижнюю косую мышцу, поворачивающую глаз кверху и кнаружи. Глазодвигательный нерв иннервирует также внутренние мышцы глаза. Как отмечено выше, ядро глазодвигательного нерва находится на уровне передних бугров четверохолмия, что, по-видимому, объясняет участие передних бугров четверохолмия в безусловном "сторожевом" рефлексе - движении ушей, головы, глаз, туловища в сторону светового раздражителя.

2. Блоковый нерв иннервирует только одну мышцу - верхнюю косую, поворачивающую глаз книзу и кнаружи. Ядро блокового нерва и другие структуры задних бугров четверохолмия (боковая петля) обеспечивают участие задних бугров четверохолмия в протекании сложных безусловных

слуховых рефлексов. Данные рефлексы возникают на действие звуковых раздражений.

3. Красное ядро. Данное ядро, являясь одной из структур экстрапиримидной системы, представлено скоплением нейронов в покрышке среднего мозга, локализующимся вентральнее глазодвигательных ядер и вентральнее подбугорной области промежуточного мозга. Красное ядро богато кровоснабжается, вследствие чего на поперечных срезах имеет красноватый цвет. Красное ядро состоит из двух частей: ростральной мелкоклеточной и каудальной крупноклеточной.

Нейрохимические исследования показали наличие в красных ядрах многих нейротрансмиттеров (ГАМК, глутамат, ацетилхолин, серотонин, аспартат), а также нейропептидов (холецистокинин, мет-энкефалин, соматостатин, субстанция Р, нейротензин). Красные ядра имеют широкие связи как афферентные, так и эфферентные с различными структурами центральной нервной системы. Данные структуры среднего мозга представляют собой сложный коллектор сенсомоторной информации. В связи с этим важным является анализ как афферентных входов в эти структуры, так и эфферентных выходов из красных ядер.

Основными эфферентными трактами являются:

1. Руброспинальный тракт, проводящий афферентацию из красных ядер к структурам спинного мозга. Кроме того, данный тракт отдает часть волокон к ретикулярным ядрам продолговатого мозга. Эти волокна составляют контрлатеральный руброспинальный путь.

2. Рубро-ретикуло-оливарный тракт идет от красных ядер к нейронам гигантоклеточного ретикулярного ядра продолговатого мозга, к оральному и каудальному ретикулярным ядрам моста. Принимая во внимание, что гигантоклеточное ядро является одной из структур бульбарного дыхательного центра, можно предполагать передачу афферентации из красных ядер на дыхательный центр.

3. Ипси- и контрлатеральный тракты, осуществляющие передачу информации из красных ядер на ядра ствола мозга.

4. Контрлатеральный руброретикулярный тракт идет от красных ядер к ретикулярным ядрам ствола мозга.

5. Текторетикулярный тракт, начинающийся в области красных ядер и отчасти от структур задних бугров четверохолмия, заканчивается в медиальной части ретикулярной формации варолиевого моста и продолговатого мозга.

6. Руброоливарный тракт выходит из мелкоклеточной части красного ядра и оканчивается в дорсальной пластинке ипсилатеральной основной оливы.

7. Рубромозжечковый тракт осуществляет проведение информации от красных ядер к ядрам и коре мозжечка.

8. Неперекрещенный руброталамический эфферентный выход, идущий из красных ядер в вентролатеральное и ретикулярное ядра зрительного бугра.

Основными афферентными путями являются:

1. Контралатеральный мозжечково-рубральный тракт, который осуществляет связь красных ядер с ядрами мозжечка.

2. Кортикорубральный тракт, идущий из сенсомоторной области коры мозга в красные ядра.

3. Спинорубральный путь обеспечивает проведение афферентации от роstralных и каудальных частей тела, а также от передних и задних конечностей в красные ядра.

4. Выявлены прямые связи бледного шара, черной субстанции, хвостатого ядра, голубого пятна с красными ядрами.

Широкие связи красного ядра с различными отделами головного мозга, в особенности с центрами регуляции двигательных реакций (сенсомоторная кора мозга, экстрапирамидная система) обуславливают значительную роль красного ядра в регуляции двигательных функций, в частности, в регуляции мышечного тонуса и поддержании нормальной позы.

Выше было описано состояние децеребрационной ригидности. При децеребрационной ригидности определенная группа мышц тела находится в состоянии сильнейшего тонического сокращения. Это те мышцы, функция которых в течение всей жизни состоит в том, чтобы противостоять силе тяжести (мышцы-разгибатели конечностей; мышцы, поднимающие затылок; разгибатели спины; мышцы, поднимающие хвост; мышцы, смыкающие нижнюю челюсть). Антагонисты этих мышц, напротив, находятся в состоянии торможения. Шеррингтон показал, что главный, но не единственный источник этого тонуса находится в проприорецепторах мышц, находящихся в состоянии ригидности. Кроме того, существенным условием для возникновения ригидности является целостность центров продолговатого мозга. Шеррингтон назвал состояние децеребрационной ригидности "рефлекторным состоянием". Но это "состояние" пассивное: животное может стоять, если его "поставят", но тотчас падает, если его слегка толкнуть; оно не в состоянии подняться из лежачего положения.

Если, кроме ядер Дейтерса продолговатого мозга, сохранить неповрежденными красные ядра, то децеребрационная ригидность не развивается. Кроме того, не наблюдается одностороннего преобладания мышц-разгибателей, наступает "нормальное" распределение тонуса между разгибательными и сгибательными мышцами.

У животного с сохраненными красными ядрами среднего мозга разгибатели находятся в точном соответствии с весом тела, мышцы-сгибатели также имеют "нормальный" тонус. Сохранение красных ядер позволяет животному подняться из лежачего положения. Мезенцефалическое живот-

ное (животное с сохраненным средним мозгом) может самостоятельно принять “нормальную” позу. Оно способно рефлекторно принять из всех неестественных положений основное положение и выполняет это вполне уверенно. Мезенцефалическое животное выполняет движения бега и прыжка с нормальной быстротой и уверенностью, у животного отмечается лишь недостаток спонтанных движений. Требуется внешнее раздражение для того, чтобы животное, ведущее себя как “автомат”, пришло в движение. Имеются и другие отличия между интактным и мезенцефалическим животными, которые связаны с наличием коры головного мозга.

Немецкий ученый Р. Магнус считает, что красные ядра осуществляют установочные рефлексы. Эти рефлексы обеспечивают положение тела животного в состоянии покоя и при передвижении. Установочные рефлексы подразделяются на две группы: статические и статокINETические.

Статические рефлексы обеспечивают положение тела животного в состоянии покоя. Данные рефлексы делятся на две большие группы:

1. Познотонические, обеспечивающие определенную позу в состоянии относительного покоя.
2. Выпрямительные, благодаря которым животное способно принимать “нормальное” положение из различных неестественных положений.

СтатокINETическими называются рефлексы, обеспечивающие положение тела при движении.

Помимо участия красных ядер в регуляции двигательных функций показано их участие в регуляции вегетативных функций. Установлено значение красных ядер в регуляции величины артериального давления, деятельности сердца. Исследования, проведенные на кафедре физиологии человека и животных СамГУ, показали значительную и многообразную роль красных ядер в центральных механизмах регуляции дыхания.

ЧЕРНАЯ СУБСТАНЦИЯ

Черная субстанция, являясь одной из структур среднего мозга, относится к центрам экстрапирамидной системы. Данная структура представлена билатеральным скоплением клеток, которые расположены между основанием ножек мозга и их покрывшей. Черная субстанция состоит из ретикулярной и компактной частей. Нейроны, составляющие данный отдел, имеют полихимическую природу. В ретикулярной части черной субстанции выявлено большое количество нейронов, содержащих ГАМК, в компактной части — дофамин. Кроме того, в черной субстанции имеются различные нейропептиды.

Данная структура широко связана с различными отделами центральной нервной системы. Но особенно тесно черная субстанция функцио-

нально связана с базальными ганглиями (полосатое тело и бледный шар), а также анатомически – со зрительными буграми.

Среди эфферентных волокон выделяют нигротектальную систему. Она берет начало от ретикулярной части черной субстанции и заканчивается на нейронах передних бугров четверохолмия. Описан эфферентный нигроретикулярный тракт. Эта система обеспечивает передачу афферентации из черной субстанции к нейронам медиальной области продолговатого мозга.

Функции черной субстанции в основном связывают с регуляцией моторной функции и тонуса мышц. Совместно с другими центрами экстрапирамидной системы черная субстанция осуществляет статокинетическую функцию. Она регулирует и координирует мелкие и точные движения, в частности, пальцев; координирует процессы жевания и глотания. Имеются данные о роли черной субстанции в регуляции многих вегетативных функций: дыхания, сердечной деятельности, тонуса кровеносных сосудов. Электростимуляция черной субстанции вызывает увеличение артериального давления, частоты сердечных сокращений, частоты дыхательных движений.

ОЧЕРК V

ИНТЕГРАТИВНЫЕ ФУНКЦИИ ПРОМЕЖУТОЧНОГО МОЗГА (Diencephalon)

К промежуточному мозгу относятся:

- 1) зрительный мозг (thalamencephalon);
- 2) подбугровая (субталамическая) часть, гипоталамус (hypothalamus).

В зрительном мозге различают:

- а) зрительный бугор (thalamus opticus),
- б) надбугровую область (epithalamus),
- в) забугровую область (metathalamus).

В функциональном отношении наибольшее значение имеют зрительный бугор и гипоталамус.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЗРИТЕЛЬНОГО БУТРА

Зрительный бугор - самое крупное скопление нейронов в мозгу. Данное образование названо зрительным потому, что ряд исследователей считали, что в нем происходит переключение аксонов только тех нейронов, которые сосредоточены в сетчатке глаза. Однако исследования, проведенные в последние годы, показали, что переключение аксонов нейронов сетчатки глаза происходит лишь в подушке зрительного бугра. В зрительном

бугре переключаются аксоны нейронов, расположенных в различных структурах головного мозга.

Зрительный бугор имеет яйцевидную форму. Задний полюс зрительного бугра утолщен и слегка вытянут, его называют подушкой (*pulvinar thalamus*). В зрительных буграх находятся многочисленные, свыше 120 ядерных образований, в которые поступает афферентация из различных отделов головного мозга (коры головного мозга, мозжечка, центров экстрапирамидной системы, миндалевидного комплекса).

Зрительный бугор - это коллектор всех видов чувствительности. Уолкер, один из специалистов по функциональной организации зрительных бугров, писал: "Таламус является посредником, в котором сходятся все раздражения от внешнего мира и, видоизменяясь здесь, направляются к подкорковым и корковым центрам таким образом, чтобы организм смог адекватно приспособиться к постоянно меняющейся среде. Таламус, как видно, таит в себе тайну того, что происходит в коре головного мозга".

Предложено несколько классификаций ядер зрительных бугров, в основу которых положены различные принципы. Уолкер (1938) разделил ядра таламуса на шесть групп:

1. Передняя группа ядер (переднее дорсальное, переднее вентральное, переднее медиальное, паратениальное).
2. Средняя группа ядер (центральное медиальное, паравентрикулярное, ромбовидное, объединяющее, центральное серое вещество).
3. Медиальная группа ядер (медиодорсальное, центральное латеральное, парацентральное, субмедиальное, вентральное медиальное, парафасцикулярный комплекс).
4. Вентральная группа ядер (вентральное переднее, вентральное латеральное, вентральное заднее, дорсальное заднее, ретикулярное).
5. Задняя группа ядер (падушечное ядро, наружное, внутренне, коленчатые тела, подколенчатое ядро).
6. Претектальная ядерная группа (претектальное, заднее, претектальная зона, ядро задней спайки).

В 1927 году Хасслер на основании характера связей ядер зрительных бугров с корой головного мозга выделил две системы ядер:

1. Паллиоталамические ядра. К ним относятся ядра, имеющие двусторонние связи с корой головного мозга (передняя ядерная группа, медиальная ядерная группа, латеральная ядерная область, медиальные коленчатые тела, латеральные коленчатые тела, подушка).

2. Трункоталамические ядра. Эти ядра не имеют прямых связей с корой головного мозга (центральное, или перивентрикулярное, серое вещество таламуса, интралиминарная группа и ретикулярная зона).

В 1976 году Адрианов на основании эволюционных и физиологических признаков выделил три группы ядер:

1. Диффузная таламическая система (неспецифические ядра). Данная группа ядер представляет филогенетически древнюю часть таламуса и состоит из интраламинарной группы ядер средней линии. Диффузная таламическая система характеризуется следующими признаками:

а) получает афференты из филогенетически древней экстралемнисковой системы, спинного мозга, бульбарных отделов ретикулярной формации;

б) не имеет прямого выхода к коре головного мозга. Выход в кору мозга осуществляется через ретикулярное ядро таламуса.

2. Группа специфических (релейных) ядер. Данная группа подразделяется на сенсорные и несенсорные релейные ядра.

Релейные ядра:

а) получают афференты от лемнисковых систем (спинальная, тригеминальная, слуховая, зрительная), от структур мозжечка, гипоталамуса, полосатого тела;

б) имеют прямой выход в кору головного мозга;

в) характеризуются топографической и функциональной разграниченностью проекций к определенным областям коры головного мозга;

г) имеют соматотопическую организацию.

3. Ассоциативные ядра таламуса. Данная группа ядер характеризуется следующими признаками:

а) не имеет прямого афферентного входа из периферии;

б) афференты этих ядер берут начало в других ядрах таламуса;

в) имеется развитая система связей данной группы ядер с ассоциативными полями коры головного мозга;

г) данная группа ядер осуществляет наиболее сложные интегративные процессы по сравнению с другими ядрами таламуса.

Как отмечено выше, таламус является коллектором всех видов чувствительности. Это объясняется тем, что в таламус входит 12 различных афферентных систем:

а) зрительная афферентная система; б) слуховая афферентная система; в) вкусовой тракт; г) спинно-таламический тракт; д) спинно-кортикальный тракт; е) спинно-цervико-таламический тракт; ж) дорсальный спинно-церебеллярный тракт; з) вестибуло-таламический тракт; и) церебелло-таламический тракт; к) пучок лентикулярной петли; л) внутренний палидарный тракт; м) наружный палидарный тракт.

Многочисленность афферентных входов зрительных бугров приводит к тому, что любой афферентный импульс, прежде чем поступит в кору головного мозга, непременно достигнет зрительных бугров. При этом следует подчеркнуть, что зрительные бугры не являются только проводниками афферентации в кору мозга, в зрительных буграх совершаются сложные интегративные процессы. Только после соответствующей трансформации

на уровне зрительных бугров афферентация поступает в кору головного мозга.

Основной эфферентный выход из таламуса представлен системой волокон, которая проводит афферентацию из зрительных бугров в кору мозга.

ИНТЕГРАТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЗРИТЕЛЬНЫХ БУГРОВ

В основе интегративной деятельности таламуса лежит многоуровневый принцип организации интегративных процессов.

Первый уровень интеграции - это взаимодействие процессов на синаптическом уровне.

Второй уровень интеграции это интрануклеарный уровень, выражающийся в объединении значительной группы нейронов таламического ядра с помощью внутриядерных тормозных интернейронов. Тормозный интернейрон устанавливает связи со многими релейными нейронами. Возбуждение такого интернейрона вызывает торможение значительной группы релейных нейронов, что приводит к синхронизации их деятельности. Такая деятельность обеспечивает контроль входа в таламические ядра и контроль выхода афферентации из таламуса (интраталамический уровень). Интрануклеарные и интраталамические интегративные процессы имеют большое значение в осуществлении специфических функций определенных ядер таламуса.

Третий уровень интеграции - это таламо-кортикальный уровень интеграции, являющийся наиболее сложным. Этот уровень интеграции контролирует сложнейшие формы моторного, эмоционального поведения; формирует болевые ощущения; осуществляет регуляцию многообразных вегетативных функций (дыхания, пищеварения, деятельности сердца, тонуса сосудов и др.). За счет связей нейронов таламуса с различными участками коры головного мозга и связей коры мозга с нейронами таламуса формируется сложнейшая система таламо-кортикальных взаимоотношений, в которой зрительный бугор выступает как ближайший помощник коры головного мозга в регуляции моторных и соматических функций, а также сложных форм поведения.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГИПОТАЛАМУСА

Гипоталамус - филогенетически старый отдел промежуточного мозга. Гипоталамус представлен следующими анатомическими структурами: серый бугор, воронка (заканчивающаяся гипофизом), сосцевидные, или мамиллярные, тела.

В гипоталамусе выделяют 32 пары ядер. Эти ядра подразделены Загором (1962) на 5 групп:

1. Преоптическая область, которая включает перивентрикулярное, медиальное и латеральное ядра.
2. Передняя группа, представленная супраоптическим и супрахиазматическим ядрами.
3. Средняя группа ядер.
4. Наружная группа ядер.
5. Задняя группа ядер.

АФФЕРЕНТНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГИПОТАЛАМУСА

Имеются следующие афферентные пути:

1. Медиальный пучок переднего мозга. Он связывает преоптическую область со всеми ядрами гипоталамуса.
2. Свод. Данная система обеспечивает связь гиппокампальной коры с гипоталамусом.
3. Таламо-гипоталамический тракт. Данная система соединяет ядра таламуса с гипоталамусом.
4. Мамилло-теgmentальный тракт обеспечивает передачу афферентации из структур среднего мозга к ядрам гипоталамуса.
5. Пучок Шютца связывает структуры ствола мозга с ядрами гипоталамуса.
6. Паллидо-гипоталамический тракт. Данная система волокон осуществляет передачу афферентации из стрио-паллидарных структур в гипоталамус.

Выявлены осморецепторы в супраоптическом и паравентрикулярном ядрах гипоталамуса, термоцептивные нейроны - в переднем гипоталамусе, адреноцептивные нейроны - в задних отделах гипоталамуса. В гипоталамусе также установлены дофаминоцептивные, норадреноцептивные и серотониноцептивные нейроны. Кроме того, в гипоталамусе имеются "полихимические" нейроны, чувствительные к нескольким биологически активным веществам: ацетилхолину, норадреналину, серотонину. Установлена высокая чувствительность нейронов вентромедиального и латерального ядер гипоталамуса к глюкозе. Некоторые исследователи считают, что эти ядра непосредственно участвуют в механизме регуляции пищевого поведения.

Выявлены следующие эфферентные гипоталамические пути:

1. Мамилло-таламический тракт обеспечивает выход афферентации из медиального мамиллярного ядра к поясной извилине коры головного мозга.

2. Перивентрикулярная система волокон связывает гипоталамус через таламус с корой головного мозга.

3. Гипоталамо-ретикулярная система осуществляет проведение афферентации из гипоталамуса к ретикулярной формации ствола мозга.

4. Гипоталамо-гиппокампальный тракт, проходящий в своде, обеспечивает связь гипоталамуса с гиппокампом.

Особого внимания заслуживает гипоталамо-гипофизарная система. Одной из важнейших функций гипоталамуса является регуляция деятельности гипофиза.

Впервые в 1928 году Шарпер открыл способность нейронов супраоптического и паравентрикулярного ядер переднего отдела гипоталамуса к "секреции" веществ нейрогормональной природы: антидиуретического гормона (АДГ, вазопрессин) и окситоцина. Это открытие привело к установлению эндокринных свойств гипоталамуса. Формируясь в нейронах этих ядер, гормоны в виде гранул транспортируются по их аксонам в заднюю долю гипофиза (нейрогипофиз). Антидиуретический гормон регулирует обратное всасывание воды в почечных канальцах и воздействует на гладкую мускулатуру артериол, что приводит к повышению артериального давления. Окситоцин специфически действует на гладкую мускулатуру матки и молочных желез, стимулируя соответственно сокращение матки и секрецию молока молочными железами.

Тесное функционирование гипофиза с гипоталамусом позволяет рассматривать данные образования как единый структурно-функциональный комплекс, который называют "эндокринным мозгом".

В 70-х годах XX века установлено, что и передняя доля гипофиза (аденогипофиз) также находится под регулирующим влиянием гипоталамуса. В гипоталамусе вырабатываются гипофизотропные гормоны: рилизинг-факторы (либерины), стимулирующие инкреторную функцию аденогипофиза, и ингибирующие факторы (статины), тормозящие инкреторную деятельность аденогипофиза. Гипофизотропные гормоны, высвобождаясь из окончаний аксонов, через сосуды гипоталамо-гипофизарной портальной системы попадают в аденогипофиз и воздействуют на клетки, продуцирующие тропные гормоны.

В 1975 году из гипоталамуса и гипофиза выделена группа нейропептидов — энкефалины и эндорфины, оказывающие морфиноподобный эф-

фект. Данные пептиды имеют большое значение в регуляции вегетативных функций и формировании сложных форм поведения.

Выявлены тесные связи гипоталамуса с ретикулярной формацией. Гипоталамус является ростральным дизэнцефальным окончанием ретикулярной формации. Имеется много сходного между ретикулярной формацией и гипоталамусом: 1) ретикулярная формация и гипоталамус в эмбриогенезе имеют общий источник происхождения; 2) в структурах ретикулярной формации и гипоталамуса установлено содержание адреналина и ацетилхолина; 3) раздражение структур ретикулярной формации и гипоталамуса вызывает облегчение соматомоторной активности, возбуждение симпатической нервной системы и угнетение рефлекторных реакций парасимпатического характера; 4) на нейронах ретикулярной формации и гипоталамуса конвергирует афферентация различной модальности.

Основное функциональное отличие гипоталамуса и ретикулярной формации заключается в том, что влияния гипоталамуса на кору головного мозга более дифференцированы по сравнению с кортикальными влияниями ретикулярной формации.

Следует подчеркнуть, что гипоталамус регулирует не только деятельность ряда желез внутренней секреции, но и является основным подкорковым центром вегетативной нервной системы. Гипоталамус рассматривается как высший вегетативный центр. Относительно участия гипоталамуса в регуляции вегетативных функций имеется ряд мнений. В частности, Битти (1932) считает, что имеется реципрокная организация механизмов, регулирующих вегетативные функции. Он рассматривал туберальную и переднюю области гипоталамуса как центры парасимпатической системы, задний гипоталамус - как центр симпатической нервной системы. Гесс (1956) полагает, что в гипоталамусе имеются две антагонистические зоны: трофотропная, или парасимпатическая (передний гипоталамус), и эрготропная, или симпатическая (задний гипоталамус).

Японские исследователи считают, что центры симпатической нервной системы расположены в медиальных структурах гипоталамуса, а в латеральной области гипоталамуса имеются центры парасимпатической нервной системы. Некоторые авторы оспаривают строгий принцип реципрокности в организации гипоталамических механизмов регуляции вегетативных функций.

Установлены регулирующие и коррегирующие влияния гипоталамуса на функции сердечно-сосудистой, дыхательной, пищеварительной систем. Описаны влияния гипоталамуса на процессы терморегуляции. При нарушении функции передней области гипоталамуса нарушается механизм расширения просвета сосудов, выделения пота, развивается полипноэ. Описанные изменения приводят к тому, что организм не в состоянии бо-

роться с повышением температуры окружающей среды. Нарушение функции задних отделов гипоталамуса угнетает функцию теплопродукции.

Выявлено участие гипоталамуса в регуляции всех видов обмена веществ: белкового, углеводного, жирового, водно-минерального.

Гипоталамус участвует в регуляции половой функции. Разрушение серого бугра вызывает атрофию половых желез. Отмечено, что оральная часть гипоталамуса ускоряет половое развитие, каудальная часть оказывает тормозящее воздействие.

Гипоталамус играет важную роль в регуляции поведения человека и животных. По данным ряда исследователей, в гипоталамусе имеются две функционально антагонистические системы, участвующие в формировании двух различных форм поведения: поведения положительного "знака" и поведения отрицательного "знака". Поведение положительного "знака" (радость, чувство удовлетворения) обеспечивается передним отделом гипоталамуса. Поведение отрицательного "знака" (страх, гнев, ярость) осуществляется задним отделом гипоталамуса.

Гипоталамус участвует в формировании эмоций, поскольку одна из структур данного отдела (мамиллярные тела) входит в состав "эмоционального кольца Пейпеза" (гиппокамп - мамиллярные тела - передние таламические ядра - поясная извилина - гиппокамп).

Гипоталамус – одна из основных структур, участвующих в механизме регуляции сна и бодрствования. Имеется взгляд (Экономо, 1930), согласно которому в области серого бугра заложены структуры, непосредственно участвующие в регуляции сна. Разрушение серого бугра нарушает периодичность наступления сна.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Алешин Б.В. Гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы. М.: Медицина. 1971. 205 с.
2. Гульянц Э.С., Булочник Е.Д., Ермакова М.Е., Курбатов М.Г. и др. О нейропроводниковой функции нейросекреторных клеток гипоталамуса // Успехи физиологических наук. 1978. Т. 9. С. 116-140.
3. Судаков К.В. Теория функциональных систем: новый подход к проблеме интеграции физиологических процессов в организме // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. 2002. Т. 88. № 12. С. 1590-1599.
4. Частная физиология нервной системы: Руководство по физиологии. Л.: Наука, 1983. 732 с.
5. Шепсрд Г. Нейробиология. М.: Мир, 1987. Т. 2. 366 с.
6. Шульговский В.В. Основы нейрофизиологии. М., 2000. 275 с.